

缺磷条件下植物根内通气组织的形成*

樊明寿** 张福锁

中国农业大学植物营养系, 北京 100094

摘要 在水培条件下研究了低磷胁迫对小麦、玉米、菜豆和番茄根解剖结构的影响。结果表明经过一定时间的胁迫, 小麦、玉米及菜豆根皮层部分薄壁细胞开始解体形成通气组织, 而在同样的试验条件下, 番茄无类似的现象。双子叶植物菜豆和番茄根部皮层部分所占整个根横切面的比例在低磷胁迫条件下明显增加, 可能是由于低磷环境中生长的植株中柱次生发育缓慢引起的, 而在不同磷水平条件下生长的单子叶植物小麦和玉米其皮层及中柱部分所占比例在整个实验期内均保持恒定, 高磷和低磷处理间无明显差异。由于该实验可保证植物根系充足的氧气供给, 所以可以推论在缺磷植株体内出现的通气组织还可能具有其他生理作用。

关键词 低磷胁迫 根 通气组织

土壤缺磷是世界范围内限制植物生长和发育的严重问题。与氮和钾等元素相比, 磷的缺乏较难通过农业措施矫正, 这是因为磷极易被土壤固定而形成植物难以利用的形态^[1]。再加上自然界高品位的磷矿资源非常有限且不能再生, 因此作物磷高效育种越来越受到植物营养学家和育种家的重视^[2]。理解磷胁迫条件下植物生长发育和生理代谢的变化及其与植物磷效率的关系是植物磷高效育种的基础。大量的研究表明, 在缺磷条件下, 植物根系生长和代谢要发生一系列的适应性变化, 如根系伸长、根毛增多、分泌有机酸和质子、根系生长角度发生改变、胞外磷酸酶活性增加等^[3]。国内外的研究小组通过比较不同磷效率基因型间这些生长发育和生理代谢指标的差异, 试图为磷高效植物育种提供材料选择或鉴定的参考指标^[4]。但相比较而言, 对在低磷胁迫条件下植物根系解剖结构的适应性变化的研究却极少, Eshel 等在砂培条件下发现低磷处理的菜豆基根和不定根中有类似通气组织的空腔形成^[5]。本研究的目的是检验磷胁迫是否可以诱导植物通气组织形成, 进一步探讨其在缺磷植物中可能的生理学作用。

1 材料与方法

1.1 供试材料及培养

研究选用两种单子叶作物玉米(*Zea. mays* L., 品种为 BH612)和小麦(*Triticum aestivum* L., 品种为 NC97)和两种双子叶作物菜豆(*Phaseolus vulgaris* L., 品种为 G19833)和番茄(*Lycopersicon esculentum* L., 品种为 Nr)。供试种子用 5% 的漂白粉溶液表面消毒 10 min, 用蒸馏水冲洗干净后, 将除番茄外其余 3 个属的种子分别置于发芽纸上, 均匀排成一行, 然后卷成筒状置于盛有 1/2 全营养液的烧杯中, 勿使种子没入营养液, 然后将烧杯放于 25℃ 的恒温箱中发芽 4 d。选择均匀一致的幼苗移植入含有 30 L 通气营养液的塑料箱内, 每箱 6 株, 6 d 换一次营养液, 每天用 1 mol/L NaOH 将溶液的 pH 调至 6.0。营养液的组成如下: 3 mmol/L KNO₃, 2 mmol/L Ca(NO₃)₂, 0.5 mmol/L MgSO₄, 50 μmol/L Fe-EDTA, 50 μmol/L KCl, 2.5 μmol/L H₃BO₃, 2 μmol/L MnSO₄, 2 μmol/L ZnSO₄, 0.5 μmol/L CuSO₄, 0.5 μmol/L (NH₄)₆Mo₇O₂₄, 磷源为 NH₄H₂PO₄。番茄种子由于体积较小, 所以在石英砂中发芽, 生长 10 d 后移入培养液中, 其他处理同玉米、小麦和菜豆。

2002-07-08 收稿, 2002-09-11 收修改稿

* 国家自然科学基金重大项目(批准号: 39790100)资助

** E-mail: fanm16@yahoo.com 现通讯地址: 内蒙古农业大学农学院 呼和浩特 010019

1.2 观察方法

实验采用溶液培养法，磷源为 $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$ ，设高磷(1 mmol/L)和低磷(1 $\mu\text{mol/L}$)两个处理。移苗后，分别于 2, 14, 28, 42 d 进行取样观察，玉米和小麦取种子根、番茄和菜豆取基根。根样用蒸馏水冲洗干净后立即进行固定，然后按常规方法切片(8 μm)、脱蜡，最后在光学显微镜下观察。

1.3 根轴孔隙度的测量

每个处理组随机选取 3 株，去掉每条种子根的全部侧根，孔隙度的测量按下列程序进行。将抽真空 12 h 的蒸馏水注入 25 mL 的耐热比重瓶并在室温下称得其重量，然后将称重后的根样置于注水比重瓶中并再次称重。从比重瓶中取出根样移入装满蒸馏水的液闪瓶中并抽真空直到没有气泡产生为止，然后将抽真空的根样转回到盛满水的比重瓶中再次称重。每次测定均记录当时的室温以便计算时的校正。孔隙度按如下公式计算。

$$\text{孔隙度} \% = 100 \times [(FA-FB)/(FW + TW - FB)]$$

其中 FA 为抽气后比重瓶 + 水 + 根样的重量； FB 为抽气前比重瓶 + 水 + 根样的重量； FW 为比重瓶 + 水的重量； TW 为根样的鲜重。

2 结果与分析

2.1 玉米种子根结构的变化

玉米幼苗分别在高磷和低磷溶液中培养 2 d 后，于玉米种子根基部(离开种子 2 cm 处)取样观察。在不同浓度的磷处理条件下，其根解剖结构没有任何差异。处理实施两周后，在低磷溶液中生长的玉米的种子根皮层内可观察到明显的且有规则的空腔(或通气组织)(图 1)，从结构上看与在淹水缺氧逆境环境中形成的通气组织极其相似。而高磷处理的玉米却很少或几乎观察不到此现象。进一步在种子根的中部和根尖部(离开根尖 2 cm 处)取样观察，发现低磷处理玉米根的空腔发育程度(面积)从根尖到根基逐渐增加(表 1)。

通气组织是植物根或茎皮层内由充满空气的腔组成，一般形成于植物淹水缺氧的条件下，主要用于由地上部向地下部的氧气运输，减缓根部的缺氧状况^[6]。由于根组织经脱水处理后的切片无法用于检验皮层内空腔是否为空气所充满，所以为了检验在缺磷条件下玉米种子根内形成的空腔是被空气所充满还是为溶液所占据，我们进一步测定了两周龄高磷和低磷处理的玉米种子根的孔隙度。其基本原

理是比较浸入蒸馏水中的植物根组织在抽真空前后的重量差异，若根组织内有孔隙，则在抽真空的过程中，孔隙中的空气逐渐为水所替代，最后将导致抽真空前后重量有明显差异，差异的大小即反映孔隙度的高低^[7]。从表 2 可看出，低磷处理的孔隙度明显高于高磷处理，这基本证明皮层组织内的空腔是为空气所充满，因此可以初步认为是通气组织。

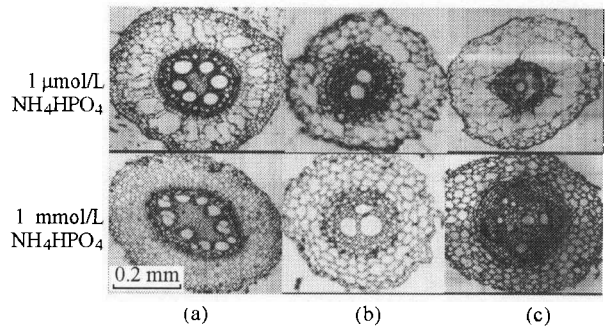


图 1 玉米(a)、小麦(b)和菜豆(c)在高磷或低磷溶液培养条件下根基部的横切面

表 1 不同磷水平处理条件下的玉米、小麦和菜豆根中柱和通气组织部分占整个根横切面的比例^{a)}

植物种类	P 水平	根部位	A/T (%)	S/T (%)	
玉米	高 P	基部	2.4(1.2)	36.9(0.8)	
		中部	0	37.2(1.6)	
		尖部	0	35.3(1.1)	
	低 P	基部	35.6(8.6)	36.9(1.0)	
		中部	21.0(4.4)	38.4(0.9)	
		尖部	12.4(1.3)	36.2(1.3)	
	菜豆	高 P	基部	—	77.6(4.2)
			中部	—	50.6(2.6)
			尖部	—	39.8(1.0)
低 P	基部	—	46.0(2.8)		
	中部	—	38.6(0.6)		
	尖部	—	37.2(1.7)		

a) 表中 S 为切片中中柱面积，T 为整个根横切面面积，A 为通气组织的面积；取样时间为移苗后 2 周；表中数据为 6 条根的平均值，括号内为标准差；S, T, A 是用 Delta-scan 和 Photofinish 软件计算所得

表 2 不同磷水平下培养的玉米种子根及菜豆基根孔隙度^{a)} (%)

	高 磷	低 磷
玉米种子根(2 周龄)	10.00 ± 2.30	18.10 ± 4.40
菜豆基根(6 周龄)	0.71 ± 0.50	4.60 ± 0.86

a) 高磷 [$\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$] = 1 mmol/L; 低磷 [$\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$] = 1 $\mu\text{mol/L}$

2.2 菜豆基根结构的变化

与玉米的情形相似, 处理实施 2 d 后的菜豆, 根的解剖结构在高磷和低磷条件下没有任何差异. 处理实施 2 周后仍没有观察到类似玉米和小麦中的通气组织, 皮层细胞比较完整, 但此时可观察到在高磷处理条件下, 菜豆的基根的木质部较低磷处理发达, 中柱所占根横切面的比例较大(表 1). 到 4 周时, 菜豆在低磷水平条件下其基根明显比高磷处理的细, 但根的解剖结构除了高磷处理的根中柱所占比例进一步增加外没有任何其他差异. 当在低磷溶液中的菜豆生长到 6 周时, 根部皮层细胞开始解体形成空腔(图 1). 此时高磷菜豆基根的中柱由于旺盛的次生长, 其在靠近主根的根段中占整个根的横切面约 50%.

孔隙度的测定结果(表 2)表明, 低磷条件下菜豆根皮层内部形成的空腔也是被空气所占据而不是溶液, 明显有别于坏死组织. 这进一步说明低磷胁迫诱导了溶生型通气组织的产生.

2.3 小麦种子根结构的变化

移苗 2 d 后(即处理实施 2 d 后), 在小麦种子根基部的取样观察结果表明在不同浓度的磷处理条件下, 小麦根解剖结构没有任何差异. 处理实施两周后, 高磷和低磷处理的小麦根解剖结构仍没有差异, 但到 4 周时, 低磷处理的小麦种子根皮层部分也出现空腔, 但是不规则排列(图 1).

2.4 番茄基根的结构变化

与菜豆的取样观察时间一致, 分别于第 2 天、2 周、4 周和 6 周后进行取样观察. 结果在整个试验期间, 在番茄基根中没有观察到任何通气组织. 由于 $1 \mu\text{mol/L}$ 的 P 难以支持 6 周龄的番茄继续生长, 叶片开始大量枯死, 所以实验不能继续下去. 与菜豆相似, 随着生育进程的进行, 低磷条件下的番茄根皮层部分的比例逐渐大于高磷处理的相应比例.

3 讨论

大量的研究发现, 通气组织不仅存在于水生植物中, 而且在淹水缺氧的条件下许多陆生植物也能产生. 通气组织的形成已被充分证明是植物对缺氧逆境的适应机制, 它可极大地降低空气在植物体内的扩散阻力, 是氧气由地上部运输到淹水地下的主要通道. 而且其发育程度在不同属以及同一属不同基因型的材料间存在变异, 与植物的耐涝性密切

相关^[6,8]. 但在低磷砂培条件下^[5]以及通气良好的低磷溶液培养中, 通气组织的形成似乎不是为了氧气的运输, 其必然具有其他生理作用.

在植物的日光合产物中有 50% 以上被根呼吸所消耗^[9], 而在根系的呼吸消耗中, 用于根系的维持呼吸约占 30%^[10], 且随植物年龄的增长而增加^[11]. 在低磷胁迫条件下, 由于光合产物有优先向地下部供应的趋势^[3,12], 植物根系的相对生长量增加, 从而导致对光合产物有更多的需求以维持现有组织的正常代谢, 而此时植物叶丛生长变缓, 光合面积显著减小, 而且叶丛的光合能力也显著减小^[13], 同化产物的供给能力明显减弱, 因此器官间对同化物的竞争趋于更加激烈. 此时通气组织的形成也许可降低根部老组织的呼吸消耗, 缓减老幼组织间对同化物的竞争, 对保证幼嫩组织的正常生长特别是根系的伸长生长有一定的作用. 另外, 磷在植物体内是可以被循环利用的^[12], 在低磷条件下磷的再利用显得更为重要, 因此玉米、小麦及菜豆根在低磷胁迫条件下所形成的通气组织很可能与磷的再利用有关, 因为在通气组织的形成过程中, 皮层薄壁细胞逐渐解体, 胞内所含的磷素必然要被运往其他部位, 如根尖或其他生长旺盛部位以保证植物的生长发育.

由于通气组织所占根横切面的比例由根尖到根基逐渐增加(表 1), 因此可以推断, 通气组织首先形成于根的较老部位, 然后逐渐向幼嫩部位扩展. 这在一定程度上是对上述设想的印证.

在菜豆和番茄上, 低磷植株具有较低比例的中柱和相应较高比例的皮层, 这与单子叶的玉米和小麦表现不同. 可能与双子叶植物根系固有的生育特点有关. 在低磷胁迫条件下, 菜豆和番茄的生长和发育减缓, 致使高磷植株的根与低磷处理的根处于不同的发育阶段, 于是, 在同一时间取样观察比较, 就可看出在低磷条件下, 菜豆和番茄根的中柱较小、皮层比例相对较大. 因此, 在低磷条件下观察到的菜豆和番茄根部皮层相对增大的现象可能与植物对磷胁迫的适应无关, 而可能是由于植株生长缓慢的自然结果.

参 考 文 献

- 1 Sample E, et al. Reaction of phosphorate fertilizers in soils. In: The Role of Phosphorus in Agriculture, Khasawneh F, et al. eds. American Society of Agronomy, Madison, WI, 1980. 263~310
- 2 Batten G D. A review of phosphorus efficiency in wheat. Soil Sci

- Plant Nutr, 1992, 43(1): 237
- 3 樊明寿, 等. 植物磷吸收效率的生理基础. 生命科学, 2001, 13(3): 129
 - 4 刘国栋, 等. 低磷胁迫下小麦根系反应的基因型差异. 植物营养与肥料学报, 1996, 2(3): 212
 - 5 Eshel A, et al. Screening bean genotypes for differences in phosphorus utilization efficiency. Israeli J Plant Sci, 1996, 44: 225
 - 6 Jackson M B, et al. Formation of aerenchyma and processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. Plant Biol, 1999, 1: 274
 - 7 Khan A R. Root porosity of peanut under varying soil-water regimes. J Agron & Crop Sci, 1983, 152: 219
 - 8 Blom C W P M. Adaptations to flooding stress: From plant community to molecule. Plant Biol, 1999, 1: 261
 - 9 Lambers H, et al. Respiratory patterns in roots in relation to their functioning. In: Plant Root, the Hidden Half, Eds. Y Waise, A Eshel and K Kafkaki New York: Marcel Dekker, Inc, 1996. 323~326
 - 10 Bouma T J, et al. Analysis of root respiration of *Solanum tuberosum* as related to growth, ion uptake and maintenance of biomass. Plant Physiol Biochem, 1996, 34: 795
 - 11 van der Werf A, et al. Respiration energy costs for maintenance of biomass, for growth and for ion uptake in root of *Carex diandra* and *Carex acutiformis*. Physiol Plant, 1988, 72: 483~491.
 - 12 Marschner H. 曹一平译. 高等植物的矿质营养. 北京: 北京农业大学出版社, 1988. 137~145
 - 13 Brooks A. Effects of phosphorus nutrition on ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase activation, photosynthetic quantum yield and amounts of some calvin-cycle metabolites in spinach leaves. Austr J Plant Physiol, 1986, 13: 221

2003年度国家自然科学基金拟受理的重点项目：工程与材料科学部

1. 金属材料

(1) 高性能金属材料激光制备与成形中的关键科学问题

(2) 多元体系合金相的形成判据及新型亚稳材料

(3) 新一代高性能稀土永磁薄膜材料的基础研究

(4) 非平衡晶界偏聚动力学和晶界脆性断裂

(5) 可在材料科学一处(金属材料学科)鼓励的研究范围, 提出自由申请重点项目(拟资助6项)

2. 无机非金属与高分子材料

(1) 微波介质陶瓷的关键基础问题

(2) 洁净能源中的中高温离子传导膜材料的研究(与工程科学三处(冶金学科)交叉立项)

(3) 可在材料科学二处无机非金属材料鼓励研究领域, 提出自由申请重点项目(与工程科学一处交叉立项)

(4) 聚合物胶束的制备及其功能化材料的基础研究

(5) 可根据鼓励研究领域“仿生高分子材料”, 提出自由申请重点项目

(6) 可根据鼓励研究领域“聚合物基复合材料”中的重要问题: 界面或基体树脂, 提出自由申请

(下转第205页)

重点项目

3. 冶金

(1) 隧道与地下空间工程结构物的稳定性与可靠性

(2) 大宽厚比钢铁材料连铸连轧过程组织性能控制与检测

4. 机械

(1) 典型机电产品创新设计的理论与技术

(2) 大型复杂机电系统早期故障智能预示的理论与技术

(3) 网络环境下的数字制造理论与关键技术

(4) 激光加工成形的新技术新工艺基础

(5) 流体机械超常工况下的力学问题及控制方法

5. 工程热物理

(1) 燃烧颗粒污染的生成防治机理与控制研究

(2) 汽轮机内部的复杂流动和传热传质研究

(3) 新型脉冲爆震燃烧方式的应用基础研究

(4) 特殊环境下的流动、传热、传质研究

(5) 化合物半导体晶体生长与缺陷控制的热物理问题(与无机非金属材料学科交叉立项)